Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 131–153	Bonn, Dezember 2000

Wachstumsbedingte Proportionsveränderungen am Schädel des Bibers, *Castor fiber* L., 1758 (Rodentia, Castoridae): Taxonomische Bedeutung und Diskussion funktioneller Aspekte

Sylke Frahnert

Abstract. In order to evaluate the taxonomy of the European beaver, *Castor fiber* L., 1758, the development of skull proportions during ontogenetic growth is described. The allometric analysis was based on measurements of 72 characters in 272 skulls from beavers of the German population, *Castor fiber albicus* Matschie, 1907. Special attention was given to metrical characters used for taxonomic differentiation of this species. In all former taxonomic systems and reconstructions of the relationship between populations, allometry was not considered adequately. Based on representative examples it is shown that neglecting the influence of body size on skull proportions results in incorrect taxonomic interpretations. A revision of the taxonomy of the European beaver seems to be necessary.

Key words. Mammalia, Rodentia, *Castor*, taxonomy, allometry.

Einleitung

Im Verlauf des postembryonalen Wachstums erhöht sich die Schädelgröße des Bibers ungefähr auf das Doppelte. Da man davon ausgehen muß, daß aufgrund funktioneller Zusammenhänge nicht alle Ausdehnungen isometrisch zunehmen (Klatt 1913; Röhrs 1959; Rensch 1972), sind tiefgreifende Proportionsveränderungen am Schädel im Verlauf des Wachstums zu erwarten.

Allometrische Verhältnisse wurden in der intraspezifischen Taxonomie des Bibers, die insbesondere auf Unterschieden in Schädelproportionen beruht, bisher nicht hinreichend berücksichtigt. Sie sollten jedoch gerade hier von besonderer Bedeutung sein: Einerseits weisen die Tiere verschiedener Populationen im Durchschnitt unterschiedliche Körpergrößen auf; andererseits treten Veränderungen der Körpergröße, auch in Abhängigkeit von der Populationsdichte (Baumgart 1990), modifikativ auf, was insbesondere durch verschiedene Umsiedlungsprojekte bestätigt werden konnte (Witola 1988; Sawelev & Stawrowskij 1989).

Ziel der vorliegenden Studie ist es daher, die ontogenetischen Proportionsveränderungen am Schädel des Bibers zu beschreiben. Diese Untersuchung wurde beispielhaft an der Population von der Elbe (*Castor fiber albicus* Matschie, 1907) durchgeführt, da diese eine der wenigen authochthonen eurasischen Populationen darstellt, von der umfangreiches Untersuchungsmaterial vorliegt. Neben der Interpretation funktioneller Aspekte der Porportionsveränderungen soll gezeigt werden, welche Relevanz ontogenetische Allometrien im Rahmen der bislang angewandten taxonomischen Verfahren haben. Die daraus gewonnenen Ergebnisse erlauben eine Evaluierung der widersprüchlichen Ansichten zur Taxonomie des Eurasischen Bibers.

Material und Meßmethodik

Die wesentliche Grundlage der vorliegenden Analyse bildete eine Kollektion von Schädeln des Elbe-Bibers (*Castor fiber albicus*) am Institut für Zoologie der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. Von diesen seit 1950 im Großeinzugsgebiet der Elbe gesammelten Schädeln wurden insgesamt 272 vermessen, wobei die Geschlechter ungefähr zu gleichen Teilen in der Stichprobe vertreten sind (141 Weibchen : 128 Männchen). Von den Tieren sind neben der Geschlechtsangabe die Funddaten sowie die äußeren Körpermaße verfügbar. Die Bestimmung des Lebensalters erfolgte nach Zahnschliffen (Stiefel & Piechocki 1986, insgesamt ca. 50 Tiere) sowie nach einem Zahnwurzelindex (Lux 1990, alle Tiere). Darüber hinaus konnten außerdem wenige Schädel von Tieren weiterer Biberpopulationen vermessen werden (s. Tab. 1). Auf diese wurde die Nomenklatur nach Heidecke (1986) angewandt.

Tabelle 1: Untersuchungsmaterial.

Herkunft der Schädel	gesamt	Anzahl mit Geschlechtsangabe	
		Weibchen	Männchen
Castor fiber albicus	272	141	128
Castor fiber galliae	5	1	1
Castor fiber (Donau)	7	–	–
Castor fiber fiber (Bayern)	5	–	–
Castor fiber fiber	2	–	–
Castor fiber osteuopaeus	12	6	5
Castor fiber birulai	9	1	
Castor canadensis	6	–	–

Von allen Schädeln wurden insgesamt 71 Längen- und 1 Volumenmaß ermittelt. In Abbildung 1 sind die Meßstrecken bis auf die der Zähne dargestellt. Die detaillierte Definition der Meßstrecken ist dem Anhang zu entnehmen.

Die Abnahme der linearen Maße erfolgte einmalig mittels Meßschieber auf 0,1 mm genau. Die Meßstrecke Nr. 31 war nur mit einem selbstgefertigten Tasterzirkel meßbar. Soweit die Meßstrecken nicht über die Mediane reichten bzw. an ihr entlang verliefen, wurden die Maße für jede Schädelseite getrennt abgenommen und beide Meßwerte gemittelt. Dies erschien notwendig, da der Schädel des Bibers, wie der anderer aquatischer bzw. semiaquatischer Säugetiere, zum Teil deutlich asymmetrisch gebaut ist (Frahnert 1993). Die Ermittlung der Schädelkapazität erfolgte mit Bleischrot (ca. 1 mm) mit der Genauigkeit von 1 ml.

Statistische Auswertungsmethoden

Zur Beschreibung von Proportionsveränderungen müssen Meßstrecken zueinander in Relation gesetzt werden. Um die Veränderungen der einzelnen Maße vergleichen zu können, sind alle einzelnen Meßstrecken in Relation zu einem Bezugmaß zu betrachten, welches die Körper- oder Schädelgröße gut charakterisiert.

Einzelne Meßstrecken beeinflussen einander nicht direkt, sondern werden jeweils durch das Alter und das damit verbundene Wachstum verändert. Deshalb erfolgte die Beschreibung der wachstumsbedingten Proportionsveränderungen anhand der Statistik für allometrische Prozesse (Rempe 1962; Ehrich & Rempe 1980). In deren Zentrum steht die Allometriegerade, welche die Relation von zwei Meßstrecken (Meßstrecke y und Bezugsmaß x) beschreibt, bei der jedoch beide als Regressanden auftreten:

$$\hat{y} = a * \hat{x} - b$$

mit

a ... Allometrieexponent (Anstieg der Allometriegeraden)
b ... Allometriekonstante (Schnittpunkt der Allometriegeraden mit der y-Achse)

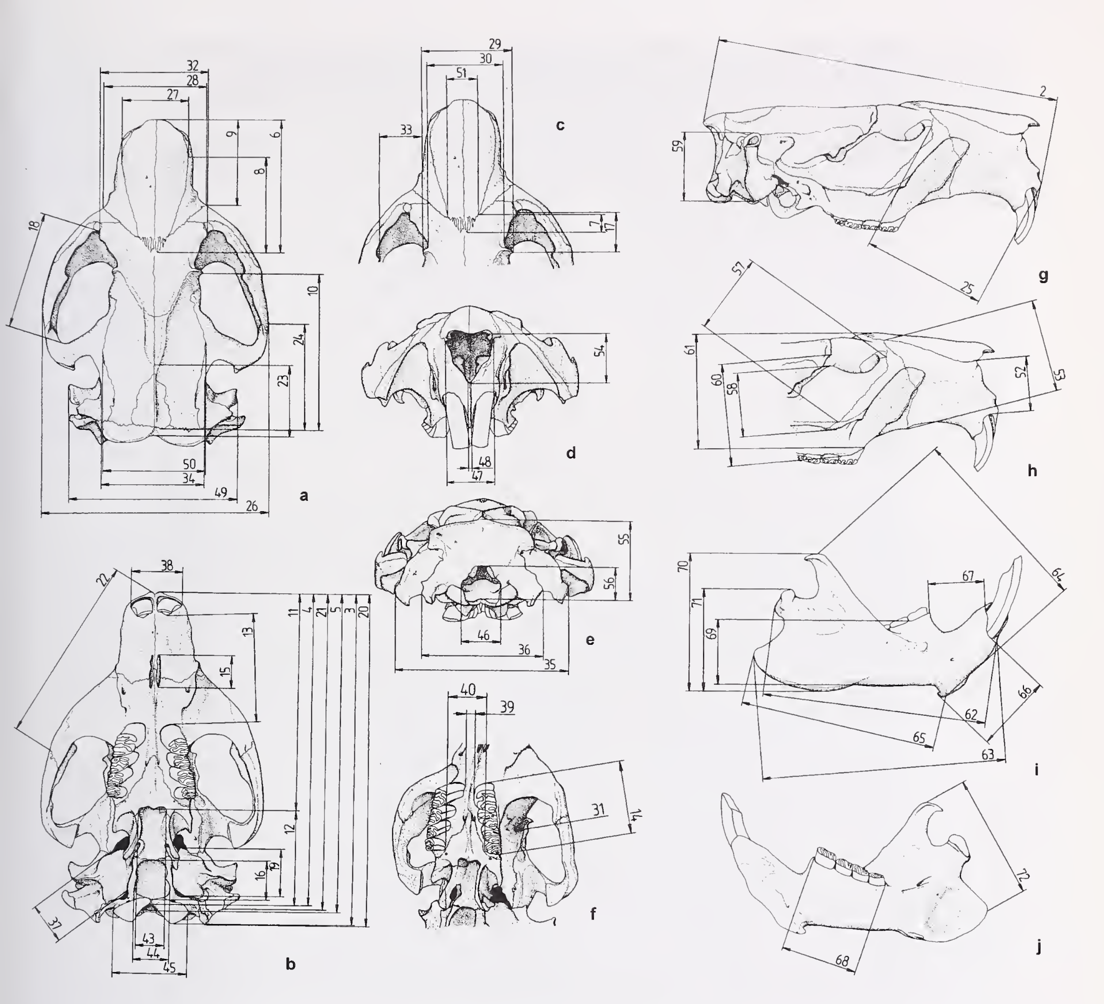


Abb. 1: Lage der Meßstrecken, dargestellt an einem Schädel von *Castor fiber albicus* (Definitionen s. Anhang).

Die Größen $\hat{x}$ und $\hat{y}$ sind dabei Schätzwerte der logarithmierten Meßwerte x und y über das reziproke Ontogenesealter (z), welches die Summe aus Lebensalter (von Geburt an) und Tragzeit (106 Tage beim Biber) darstellt:

$$\hat{x} = a_x * z + b_x$$

$$\hat{y} = a_y * z + b_y$$

Zur Beschreibung der Veränderungen zwischen beiden Meßstrecken ist insbesondere der Allometrieexponent von Bedeutung. Dessen Berechnung erfolgte nach Rempe (1962) sowie Ehrich & Rempe (1980):

$$a = \frac{S_{yz}}{S_{xz}}$$

mit S_{yz}... Summe der Abweichungsprodukte zwischen y und z
S_{xz}... Summe der Abweichungsprodukte zwischen x und z

Die Berechnung des Allometrieexponenten erfolgte mit Hilfe des SAS-Programmpaketes. Als Bezugsmaß, welches die Schädelgröße gut charakterisiert, wurde die Basallänge gewählt, da diese Meßstrecke einen guten Eindruck von der Gesamtgröße des Schädels vermittelt, häufig verwendet wird und gut meßbar ist.

Um eine Interpretation der ermittelten Exponenten zu erleichtern, kann für lineare Dimensionen der Anstieg a der Allometriegeraden nach Rempe (1970) über folgende Formel in den „Allometriefuß" (AF)

$$\textit{Allometriefuß} = (\exp (a * \ln 1{,}1) * 100 - 100) \,\%$$

umgerechnet werden. Er gibt an, um wieviel Prozent y größenbedingt ansteigt, wenn x um 10% zunimmt. Bei einem Allometrieexponenten a von 1, der Isometrie anzeigt, beträgt der Allometriefuß 10%. Werte von über 10% geben positive, Werte unter 10% negative Allometrie an. Da Volumenmaße in drei Dimensionen zunehmen, beträgt für sie nach angepaßter Formel der Allometriefuß für Isometrie (a = 1) 33,1%.

Die Berechnung der Allometrieexponenten und -füße erfolgte ohne Diskriminierung der Geschlechter. Nach Frahnert (1993) tritt bis auf wenige im Text erwähnte Beispiele in den allometrischen Beziehungen kein beachtenswerter Sexualdimorphismus auf.

Ergebnisse

Der Schädel des Bibers dehnt sich ontogenetisch insgesamt mehr in der Länge als in der Breite aus (Abb. 2 und 3). Der rundliche Schädel neugeborener Tiere streckt sich somit in der Ontogenese zusehends. Verdeutlicht wird diese Tatsache insbesondere durch die leichte negative Allometrie der größten Schädelbreite gegenüber der Basallänge. Außerdem wächst der Hirnschädel negativ allometrisch, der rostrale Teil des Schädels jedoch leicht positiv allometrisch zur Basallänge, so daß sich das Verhältnis der beiden Schädelteile zugunsten des rostralen Teils verschiebt.

Die Ebene, in der das Foramen magnum liegt, verändert mit der Schädelgröße ihre Lage in Bezug zu der Frontalebene, auf der sich Basion und Prosthion befinden (Abb. 4). So zeigt die negative Allometrie sowohl der Profillänge als auch der Distanz zwischen Prosthion und Opisthion gegenüber der Basallänge eine Erhöhung des Winkels zwischen beiden Ebenen an. Die Ausbildung der Crista occipitalis, die in die Profillänge eingeht, wirkt diesem Trend zwar entgegen, gleicht aber die beschriebene negative Allometrie nicht aus.

Bei der folgenden detaillierten Darstellung der Proportionsveränderungen einzelner Teile des Schädels erscheint die in der Literatur häufig verwendete Unterteilung in Hirn- und Gesichtsschädel nicht geeignet. Einerseits war es unmöglich, eine exakte Definition für die Grenze zwischen beiden Schädelteilen zu finden. Andererseits müßten die Orbita und der knöcherne Gaumen mit den Zahnreihen in den Gesichtsschädel einbezogen werden. Da diese jedoch im Vergleich zum rostralen Schädel ein anderes allometrisches Verhalten zeigen, wurden die Teile gesondert betrachtet, so daß folgende Einteilung für die Beschreibung als sinnvoll betrachtet wurde:

Hirnschädel (caudaler Teil des Schädels, rostral bis zum Processus postorbitalis auf der Dorsalseite und bis zum Hinterrand des knöchernen Gaumens auf der Ventralseite reichend).

Zentraler Teil des Schädels (rostral an den Hirnschädel angeschlossen, umfaßt die Orbita, den Jochbogen bis zu dessen vorderem Innenrand und den knöchernen Gaumen bis zum mesialen Rand der Backenzahnreihe).

Rostraler Teil des Schädels (Schnauzenregion, die sich rostral an den zentralen Teil anschließt).

Unterkiefer.



Abb. 2–3: Schädel eines 0,5 Monate, 10 Monate und 8,5 Jahre alten *Castor fiber albicus* in Dorsalansicht (2, oben) und Ventralansicht (3, unten).

Die Allometrieexponenten und Allometriefüße aller Merkmale zum Bezugsmaß Basallänge wurden in Tabelle 2 zusammengefaßt. Die Beschreibung der ontogenetischen Proportionsveränderungen im Text erfolgt anhand des Allometriefußes (AF), welcher in Klammern angegeben wird. Anhand der Abbildungen 2 bis 8 sind die während des Wachstums auftretenden Proportionsveränderungen nachzuvollziehen. Für den Oberschädel und den Unterkiefer wurde in diesen Abbildungen jeweils die gleiche Vergrößerung genutzt.

Tabelle 2: Allometrieexponenten und -füße der Merkmale gegenüber der Basallänge für *Castor fiber albicus*.

Merkmal-Nr.	Allometrie-exponent	Allometriefuß	n		Merkmal-Nr.	Allometrie-exponent	Allometriefuß	n
1	1,1114	11,174	257		38	0,9753	9,741	265
2	0,9091	9,051	268		39	-0,1165	-1,104	261
3	0,9467	9,443	266		40	0,3427	3,320	148
5	0,8909	8,862	268		41	0,7045	6,945	257
6	1,1469	11,551	264		42	0,9258	9,225	148
7	1,4969	15,327	267		43	0,4087	3,972	268
8	0,9580	9,560	267		44	1,0646	10,679	266
9	1,0293	10,308	264		45	0,5003	4,883	258
10	0,8485	8,423	268		46	0,2395.	2,309	268
11	0,9114	9,075	267		47	0,8820	8,770	262
12	1,2237	12,370	267		48	0,2236	2,154	268
13	1,0729	10,767	264		49	0,9030	8,988	260
14	0,6850	6,747	257		50	0,3209	3,106	268
15	0,9211	9,175	268		51	0,6006	5,891	267
16	1,3992	14,266	266		52	1,1069	11,126	247
17	0,6094	5,980	268		53	0,9828	9,820	267
18	1,0719	10,756	256		54	1,1927	12,039	266
19	0,6949	6,848	267		55	0,8355	8,289	267
20	0,9625	9,608	264		56	0,1050	1,006	267
21	0,9251	9,218	266		57	1,1039	11,095	267
22	0,9679	9,664	267		58	1,3881	14,145	253
23	3,2585	36,420	217		59	0,9858	9,851	255
24	0,6275	6,163	266		60	1,1558	11,645	256
25	1,0082	10,086	266		61	1,0441	10,463	262
26	0,9362	9,333	266		62	0,8691	8,636	260
27	0,8097	8,023	265		63	0,9005	8,961	252
28	1,0317	10,333	267		64	1,0466	10,490	259
29	0,8722	8,668	268		65	0,9315	9,284	255
30	0,8334	8,267	268		66	0,8692	8,637	254
31	-0,1904	-1,798	261		67	0,6857	6,753	258
32	0,9716	9,703	268		68	0,4912	4,793	247
33	0,7518	7,428	255		69	0,7587	7,499	231
34	0,4260	4,144	268		70	1,1098	11,158	260
35	0,9034	8,992	268		71	1,1923	12,035	264
36	0,7077	6,977	266		72	1,0446	10,468	251
37	0,4196	4,081	266					

Hirnschädel

Wie bereits eingangs erwähnt, bleibt der Hirnschädel in seinem Wachstum hinter dem des Gesichtsschädels zurück. So zeigt z. B. die Hirnraumlänge als größte Ausdehnung innerhalb des Hirnschädels deutlich eine negative Allometrie gegenüber der Basallänge (AF: 8,4 %).

Gleiches ist für das Hirnvolumen zu erkennen. Sein Allometriefuß (AF: 11,2 %) liegt erheblich unter dem für Raummaße Isometrie anzeigenden Wert von 33,1 %. In diesem Zusammenhang ist auch die größte Breite der Parietalia (AF: 3,1 %) und die geringste Breite an den Temporalia (AF: 4,1 %) gegenüber der Basallänge stark negativ allometrisch.

Das Foramen magnum wächst sowohl in der Höhe (Längsdurchmesser) als auch in der Breite äußerst geringfügig. Da die Breite des Foramen (AF: 2,3 %) jedoch einen

deutlich höheren Allometriefuß besitzt als die Höhe (Längsdurchmesser, AF: 1,0 %), verschiebt sich das Verhältnis beider Dimensionen in der postembryonalen Entwicklung zugunsten der Breite. Die Basionhöhe zeigt zwar ebenfalls eine negative Allometrie, sie wächst jedoch mehr als 8mal stärker als die Höhe (Längsdurchmesser) des Foramen magnum. So nimmt die relative Höhe des über dem Foramen magnum gelegenen Planum nuchale gegenüber der Basallänge mit der Vergrößerung letzterer deutlich zu.



Abb. 4: Schädel eines 0,5 Monate, 10 Monate und 8,5 Jahre alten *Castor fiber albicus* in Rostralansicht (5, links) und Caudalansicht (6, rechts).

Analog der Höhe zeigen auch die Breitenmaße des Hinterhaupts negative Allometrie, was besonders an der Breite der Hinterhauptscondylen (AF: 4,9 %) und der Breite über die Basen der Processus jugulares deutlich wird (AF: 7,0 %). Der Processus mastoideus wächst postembryonal kräftig nach lateral und ventral aus und wirkt so der negativen Allometrie des Hinterhaupts entgegen. Dabei verhält sich die Mastoidbreite (AF: 9,0 %) jedoch noch deutlich negativ gegenüber der Basallänge.

Die auf der Ventralseite des Hirnschädels gelegenen Bullae tympani weisen wiederum starke negative Allometrie auf. In der postembryonalen Entwicklung kann eine Streckung der Bullae dargestellt werden (Länge AF: 6,8 %, Breite AF: 4,1 %). Diese Streckung geht in der vorliegenden Untersuchung jedoch maßgeblich auf die Ausbildung des Processus muscularis tympanici zurück, der aus meßtechnischen Gründen in das Längenmaß einbezogen wurde.

Die Gehörgänge wachsen stärker als die Bullae tympani, was an dem isometrischen Verhalten der Höhe der Felsenbeinpyramide zu erkennen ist (AF: 9,9 %). Dabei wachsen sie vor allem nach dorsal, so daß die Breite über beide Gehörgänge (AF: 9,0 %) wieder stärker negativ allometrisch ist als die Höhe der Felsenbeinpyramide.

Im Gegensatz zu den Bullae tympani zeigt die Fossa occipitalis im Basioccipitale sowohl in der Breite als auch in ihrer Länge ein mindestens ebenso starkes Wachstum wie die Basallänge. Der Allometriefuß der Länge (AF: 14,3 %) ist jedoch bedeutend größer als der der Breite (AF: 10,7 %). So wird aus einer rundlichen, flachen Grube beim Jungtier eine längliche, ovale Fossa mit starker Tiefe beim Adultus.

Auf der Dorsalseite des Hirnschädels befindet sich mit der Länge der Crista sagittalis von allen Meßstrecken diejenige mit der höchsten positiven Allometrie (AF: 36,4 %). Die Crista entsteht dabei durch die caudale Verschmelzung der Liniae semicirculares mit der Entwicklung des Musculus temporalis.

Zentraler Teil des Schädels

Der gesamte zentrale Bereich des Schädels ist mit Ausnahme der Höhenmaße und der Meßstrecken der Jochbögen stark negativ allometrisch gegenüber der Basallänge.

Die beiden die Größe der Orbita beschreibenden Meßstrecken, die Länge zwischen der größten Breite des Frontale und dem Processus postorbitalis (AF: 6,0 %) bzw. die Orbitalbreite (AF: 7,4 %), sind gegenüber der Basallänge deutlich negativ allometrisch. Der gesamte Bereich zwischen den Orbitae verhält sich ebenfalls negativ allometrisch. Da die Stirnbreite (AF: 8,7 %) einen ähnlichen (sogar etwas geringeren) Allometriefuß besitzt wie die größte Schädelbreite über die Jochbögen (AF: 9,3 %), muß die relative Abnahme der Breite der Orbita durch die Annäherung der Spina frontalis zygomatici an die Mediane erfolgen.

Die Processus postorbitales entfalten sich in der postembryonalen Entwicklung trotz der negativen Allometrie der über sie gemessenen Breite gegen die Basallänge (AF: 8,7) sichtlich. Dies ergibt sich aus den relativ zu diesem Maß geringeren Allometriefüßen umgebender Meßstrecken. So weist z.B. die Interorbitalbreite gegenüber der Basallänge einen geringfügig kleineren Allometriefuß (AF: 8,3 %) auf. Der kräftige Zuwachs des gesamten „Überaugendaches", welches als Ansatzstelle für den Musculus temporalis eine gewichtige Rolle spielt, wird insbesondere durch das Verhalten der Zwischenaugenbreite hervorgerufen. Diese Meßstrecke wird postnatal nicht nur relativ zur Basallänge, sondern auch absolut kleiner (AF: –1,8 %). Das bedeutet, daß sich bei einer Größenzunahme der Basallänge um 10 % die Zwischenaugenbreite um fast 2 % verringert.

Im Gegensatz zu diesen Meßstrecken verhält sich die größte Länge innerhalb des Jochbogens (AF: 10,8 %) gegenüber der Basallänge leicht positiv allometrisch. Dies muß durch eine caudale Ausdehnung des Processus zygomaticus squamosi in der postembryonalen Entwicklung hervorgerufen werden, da alle weiteren Längen- und Breitenmaße in diesem Bereich negative Allometrie aufweisen. Ebenfalls zeigen die beiden Höhenmaße der Jochbögen (AF: 11,1 % bzw. 14,1 %) positive Allometrie gegenüber der Basallänge.

Auf der Ventralseite des zentralen Schädelbereiches befindet sich der hintere Teil des knöchernen Gaumens mit den Zahnreihen. Alle damit in Verbindung stehenden Meßstrecken zeigen, wie bereits auf der Dorsalseite notiert, negative Allometrie. So wachsen auch die Breite der Choanen (AF: 4,0 %) und die Länge des Gaumens (AF: 9,1 %) gegenüber der Basallänge negativ allometrisch.

Die oberen Zahnreihen (AF: 6,7 %) zeigen in ihrer Länge ein geringeres Wachstum als die Basallänge. Doch neben der relativen Größe der Zahnreihen verändert sich auch ihre Lage im Oberkiefer. Während die Gaumenbreite zwischen den P^4 bzw. dP^4 (AF: –1,1 %) bei Zunahme der Basallänge absolut abnimmt, zeigt die Gaumenbreite zwischen den M^3 (AF: 3,3 %) eine starke negative, jedoch nur eine relative und nicht absolute Verringerung dieser Meßstrecke an. Aufgrund dieser Verhältnisse nähern sich die ursprünglich nahezu parallel angelegten Zahnreihen in der Ontogenese rostral, so daß sie beim Adultus V-förmig zueinander stehen. Daß die absolute nega-



Abb. 5–6: Schädel eines 0,5 Monate, 10 Monate und 8,5 Jahre alten *Castor fiber albicus* in Rostralansicht (5, links) und Caudalansicht (6, rechts).

tive Allometrie der Gaumenbreite zwischen den P^4 bzw. dP^4 strenggenommen nur bei den Weibchen auftritt, ist für diese Schlußfolgerung ohne Belang, da diese Meßstrecke bei den Männchen trotzdem eine viel stärker negative Allometrie aufweist als die Gaumenbreite zwischen den M^3 (Frahnert 1993). Die Breite der Alveolen der Prämolaren (bzw. deren Milchzähnen) (AF: 6,9 %) besitzt gegenüber der Basallänge ein stärker negativ allometrisches Verhalten als die der Alveolen der M^3 (AF: 9,2 %). Bei ungefähr gleicher Ausgangsbreite der Alveolen nimmt also deren Breite an den M^3 stärker zu als an den P^4.

Die Höhenmaße des Schädels über den Zahnreihen sind hingegen wie die des Jochbogens mindestens isometrisch (Abstand des Processus postorbitalis vom Vorderrand der Alveole des M^1, AF: 11,6 %; Oberkieferhöhe, AF: 10,5 %).

Rostraler Teil des Schädels

Die deutliche postembryonale Streckung des Schädels geht insbesondere auf das Wachstum des rostralen Schädels zurück. Am auffälligsten ist in dieser Hinsicht die positive Allometrie der Länge der Nasalia gegenüber der Basallänge (AF: 11,6 %).

Während der Verlängerung der Nasalia nimmt ihre relative Breite (AF: 8,0 %) deutlich ab. Die Stelle ihrer größten Breite verschiebt sich leicht zu ihrem proxima-

len Ende, da diese Entfernung sich nahezu isometrisch zur Basallänge verhält (AF: 9,6%), während die Nasalia insgesamt positiv allometrisch sind.

Der gesamte Nasenteil wächst sowohl in seiner Länge (AF: 10,3%) als auch in der Breite (Breite des Praemaxillare an der Maxillarnaht, AF: 10,3%) ungefähr mit gleicher Intensität wie die Basallänge. Auch die größte Breite des Frontale (AF: 9,7%) und die auf der Ventralseite über beide Alveolen der Incisivi gemessene apikale Breite des Gesichtsschädels (AF: 9,7%) unterscheiden sich nicht deutlich von der Isometrie. Da außerdem die Breite der Nasalia negative Allometrie aufweist, scheint sich der Nasenteil vor dem Ansatz der Jochbögen postembryonal etwas zu verjüngen.

Mit der Länge der Foramina incisiva (AF: 9,2%) und der Breite der Nasenöffnung (AF: 8,8%) weisen weitere Maße in diesem Schädelbereich negative Allometrie zur Basallänge auf. Die Nasenöffnung ist zwar in ihrer Breite negativ, ihre Höhe (AF: 12,0%) jedoch stark positiv allometrisch, so daß sich postnatal das Verhältnis von Breite zu Höhe deutlich zugunsten der Höhe verschiebt. An der Basis weist die Breite der Nasenöffnung (AF: 2,2%) eine noch größere negative Allometrie als ihre größte Breite auf, wodurch die ungefähr dreieckige Form dieser Öffnung mit dem Wachstum verstärkt wird.

Die Länge des Diastema (AF: 10,8%) ist wiederum positiv allometrisch zur Basallänge, wenngleich nicht so stark wie die an vergleichbarer Stelle auf der Schädeloberseite gelegenen Nasalia. Die Höhe des Praemaxillare besitzt rostral positive Allometrie (AF: 11,1%) bzw. caudal (AF: 9,8%) nahezu Isometrie. Dadurch sieht der Gesichtsschädel der Adulti von lateral mächtiger aus als der juveniler Tiere.

Unterkiefer

Die Gesamtlänge des Unterkiefers, die hier durch die Unterkieferlänge vom Processus articularis aus repräsentiert werden soll, verhält sich negativ allometrisch zur Basallänge (AF: 8,6%). Die dieser Länge entsprechende Entfernung im Oberschädel (vom Kiefergelenk zum Prosthion) wird von keiner traditionellen Meßstrecke umschrieben. Deshalb ist eine Beziehung zwischen beiden Schädelteilen nur bedingt herzustellen.

Auffällig ist, daß sich im Gegensatz zum Oberschädel hier der caudale Teil stärker ausdehnt, der rostrale Teil hingegen in seinem Wachstum zurückbleibt. Das ist sowohl aus dem Verhältnis der Allometriefüße der einzelnen Merkmale des Unterkiefers zum Allometriefuß der Unterkieferlänge vom Processus articularis aus als auch aus der Lage der vier Merkmale mit positiver Allometrie zur Basallänge zu erkennnen (Tab. 2, Abb. 1). So besitzen die Condylenhöhe (AF: 12,0%) und die Coronoidhöhe (AF: 11,2%) die größten Allometriefüße gegenüber der Basallänge. Der Processus angularis gewinnt caudal etwas an Länge (Unterkieferlänge vom Processus angularis aus, AF: 9,0%, vgl. Unterkieferlänge vom Processus articularis aus, AF: 8,6%).

Im rostralen Teil des Unterkiefers besitzt hingegen die Symphysenlänge (AF: 8,6%) den höchsten Allometriefuß und ist damit das einzige Maß mit ungefährer Isometrie zur Unterkieferlänge vom Processus articularis aus. Dies ist offensichtlich auf die starke postembryonale Entwicklung des Fortsatzes zurückzuführen. Alle anderen Meßstrecken dieses Bereiches, die Länge des Diastema (AF: 6,8%), die Länge der unteren Zahnreihe (AF: 4,8%) und die Höhe des Unterkiefers vor dem M_1 (AF: 7,5%) wachsen deutlich schwächer als der gesamte Unterkiefer.

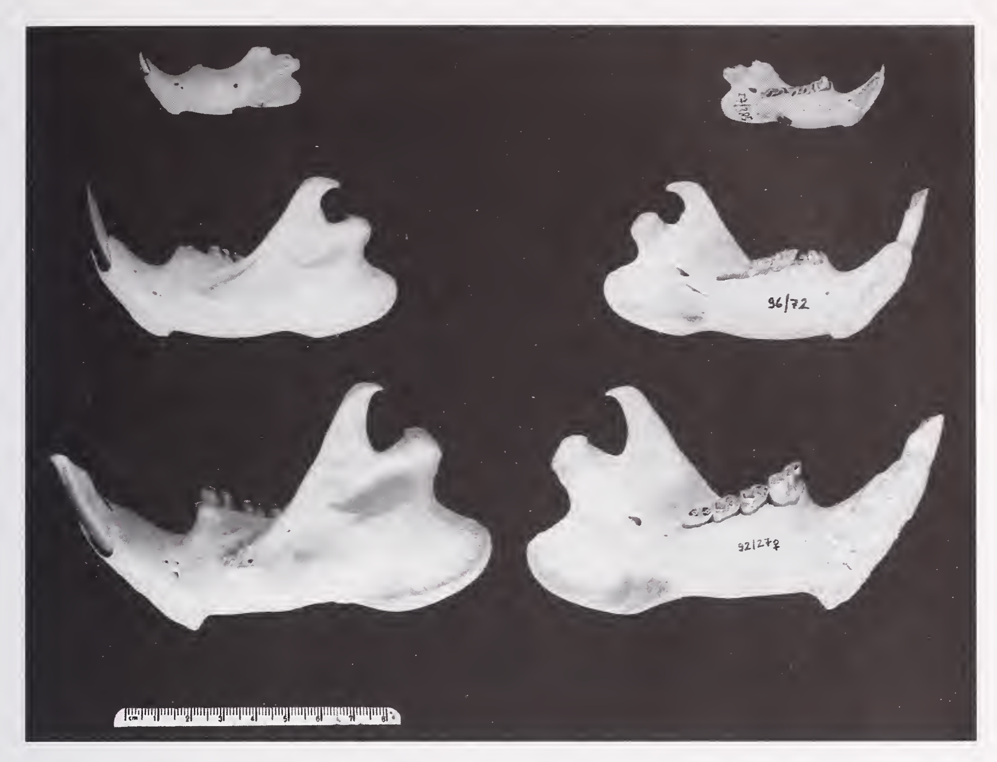


Abb. 7–8: Unterkiefer eines 0,5 Monate, 10 Monate und 8,5 Jahre alten *Castor fiber albicus* in Lateralansicht (7, links) und Medialansicht (8, rechts).

Diskussion

Funktionelle Aspekte der Allometrien

Größenbedingte Proportionsunterschiede werden als funktionelle Anpassungen verschieden großer Tiere an ihre spezifischen funktionellen Erfordernisse interpretiert (v. Bertalanffy 1942, 1951; Klatt 1949; Rensch 1972). Wesentliche Funktionen des Schädels der Säugetiere bestehen in der Lageerhaltung und dem Schutz von Gehirn und Sinnesorganen sowie als Ansatzfläche für Kau- und Nackenmuskulatur. Da Gehirn und Sinnesorgane postnatal negativ allometrisch wachsen (Klatt 1913, 1949; Röhrs 1959; Rensch 1972), die Muskulatur aber isometrisch zur Körpergröße zunimmt (Klatt 1949), ist zu erwarten, daß diese verschiedenen Funktionen über unterschiedliche Wachstumsraten einzelner Schädelbereiche realisiert werden. Demnach sollten zwischen Schädeln unterschiedlicher Größe Proportionsdifferenzen auftreten.

Beim Biber wächst der Hirnschädel negativ allometrisch, der rostrale Teil des Schädels jedoch leicht positiv allometrisch zur Basallänge, wodurch sich das Verhältnis der beiden Schädelteile zugunsten des rostralen Teils verschiebt. Bereits Hinze (1950) und Freye (1959) beschrieben diese ontogenetische Entwicklung für Biber aus der Population an der Elbe sowie Ognew (1947) und Lawrow (1960) für

Biber aus Woronesch. Die Ausdehnung des rostralen Schädels wurde darüber hinaus in der Ontogenese verschiedener Säugetierarten nachgewiesen (Klatt 1913, 1949; Rensch 1972).

Über diese allgemeine Entwicklungstendenz hinaus besitzen verschiedene Einzelmaße am gesamten Schädel eine negative Allometrie. Starke negative Allometrien weisen insbesondere die Höhe und Breite des Foramen magnum, Breite und Länge der Bulla tympanica, die Breitenmaße der Nasenhöhle, die Meßstrecken der Orbita, die Breite der Choanen, die Gaumenbreiten und die Breiten der Zahnalveolen auf. Einige dieser Meßstrecken gehören zu Schädelteilen, die in enger Beziehung zu den großen Kopfsinnesorganen stehen. So besitzt das Foramen magnum eine enge Verbindung zur Ausgestaltung des Gehirns und die Differenzierung der Orbita steht in engem Zusammenhang mit dem Auge. Die Bulla tympanica gehört direkt zum Gehörorgan und die Nasenhöhle zum Geruchsorgan. Damit läßt sich auch für den Biber nachweisen, daß die in enger Verbindung mit Gehirn und Sinnesorganen stehenden Schädelteile, ebenso wie diese Organe wahrscheinlich selbst, postnatal negativ allometrisch wachsen.

Die negative Allometrie der Choanen deutet darauf hin, daß beim Jungtier der Atemweg ein relativ größeres Volumen als beim Adultus aufweist. Dieser Sachverhalt läßt sich mit einem höheren relativen Gesamtstoffwechsel und damit auch höherem Sauerstoffverbrauch kleiner Tiere im Vergleich zu größeren (v. Bertalanffy 1942; Rensch 1972) erklären. Auch der Gaumen wächst in seiner Länge gegenüber der Basallänge negativ allometrisch. Die allgemeine Verlängerung des Gaumens beim Biber und die damit verbundene Verschiebung der Choanen nach caudal stellt wahrscheinlich einen Schutzmechanismus für die Atmung dieses semiaquatischen Tieres dar, indem der Atemweg weiter vom um den Kopf oder auch im Mundraum befindlichen Wasser entfernt wird. Aufgrund der leichten negativen Allometrie der Gaumenlänge scheint dieser Sachverhalt beim Jungtier im Zusammenhang mit dem erhöhten Stoffwechsel während des Wachstums eine besondere Rolle zu spielen.

Die negative Allometrie der Breite der Zahnalveolen dagegen erklärt sich aus ihrer geringen Vergrößerung bei starkem postnatalen Körperwachstum nach einer sehr kurzen Phase der relativ schnellen Zunahme ihrer Ausdehnung während der Eruption der Zähne beim Jungtier. Eine starke negative Allometrie der Gaumenbreiten zwischen den Zahnreihen wurde ebenso wie die ontogenetische Herausbildung einer starken Divergenz zwischen den Zahnreihen bislang nicht in der Allometrieforschung diskutiert. Da die Breite der Alveolen der P^4 bzw. dP^4 jedoch eine stärker negative Allometrie als die der M^3 aufweisen, kann die Divergenz der Zahnreihen nicht darauf zurückgeführt werden, daß „die Prämolaren median mehr Platz als die Milchzähne beanspruchen“ (Hinze 1950, S. 58). Eventuell läßt sie sich mit der generellen Verschmälerung des Rostrums bei einigen Nagetierfamilien mit der Verlagerung des Ansatzes der Kaumuskulatur nach rostral bzw. der Ausbildung der Inflexa pellita korrelieren.

Auch stark positiv allometrisches Wachstum weisen über den gesamten rostralen Schädel hinaus Meßstrecken am gesamten Schädel auf. So nimmt die relative Höhe des Planum nuchale gegenüber der Basallänge im Verlauf der Ontogenese deutlich zu, da die Basionhöhe trotz negativer Allometrie mehr als 8mal stärker als die Höhe (Längsdurchmesser) des Foramen magnum wächst. Ebenso wachsen das „Überaugendach“, beide Höhenmaße des Jochbogens, die größte Länge innerhalb des Joch-

bogens, die Länge der Fossa occipitalis sowie die Länge der Crista sagittalis trotz negativer Allometrie umliegender Strukturen im Verlauf der Ontogenese positiv allometrisch.

Einige der positiv allometrisch zunehmenden Meßstrecken beschreiben Ansatzflächen der Muskulatur. So bildet das Planum nuchale Ansatzfläche für die Nackenmuskulatur, der Jochbogen für den Musculus masseter sowie das „Überaugendach" und die Crista sagittalis für den Musculus temporalis. Die Länge innerhalb des Jochbogens steht ebenfalls eng mit der Kaumuskulatur in Verbindung, da der Musculus temporalis durch den Jochbogen hindurchzieht. Auf Grundlage der positiven Allometrie der Meßstrecken ist zu schließen, daß auch die Ansatzflächen der Kaumuskulatur im Verlauf der Ontogenese relativ zunehmen. Dies läßt sich damit korrelieren, daß die Muskelmasse etwa isometrisch mit der Körpergröße zunimmt, wohingegen allgemein der Schädel negativ allometrisch zur Körpergröße wächst (s. auch Klatt 1949). Im Sinne der relativen Erhöhung der Ansatzflächen der Kaumuskulatur (Musculus masseter, M. temporalis und M. pterygoideus) ist auch die im Vergleich zum rostralen Teil stärkere Entwicklung des caudalen Teils des Unterkiefers zu interpretieren. Eine mögliche Erklärung für das vergleichsweise starke Wachstum der rostral gelegenen Symphysenlänge ist eine Ausdehnung des Symphysenfortsatzes, der dem Musculus digastricus als Ansatzpunkt dient.

Die Länge der Fossa occipitalis weist ebenfalls positive Allometrie, ihre Breite Isometrie mit der Basallänge des Schädels auf. Über die Funktion dieser vielfach für taxonomische Zwecke charakterisierten Grube im Basicranium ist bislang nichts bekannt. Aus den Allometrieverhältnissen läßt sich ableiten, daß es sich vermutlich nicht um einen Schädelteil handelt, der mit einem Sinnesorgan, welches speziell vom Jungtier genutzt wird, in Verbindung steht. Derartige Gruben treten im Basisphenoid bei Vertretern der Erinaceinae (*Atelerix, Erinaceus, Hemiechinus*) (Leche 1902, Butler 1948), Vertretern der Tenrecinae (*Echinops, Setifer, Tenrec*) (Leche 1902 für *Tenrec* und *Setifer*) und Vertretern der Emballonuridae (Leche 1902) auf. Auch für diese Gruben konnte bisher keine Funktion beschrieben werden (Leche 1902, Butler 1948). Auffällig ist, daß diese Bildungen unabhängig von ihrer Lage im Basioccipitale oder im Basisphenoid direkt hinter dem Ende des weichen Gaumens gelegen sind (Leche 1902 für *Erinaceus, Setifer, Tenrec,* Emballonuridae), welcher durch die Processus pterygoidei am mazerierten Schädel gekennzeichnet wird. Eine enge Kopplung mit dem Atemluftstrom und eventuell einer Chemorezeption ist deshalb denkbar.

Die Umkehr der Allometrieverhältnisse zwischen Schädel und Unterkiefer in rostro-caudaler Richtung läßt sich mit differenten funktionellen Kopplungen interpretieren. So besitzt offensichtlich kein Sinnesorgan engen Kontakt zum Unterkiefer und bewirkt an diesem eine deutliche negative Allometrie in einem spezifischen Bereich. Demgegenüber liegen im caudalen Teil des Unterkiefers die Ansatzflächen der Kaumuskulatur, was zu einer verstärkten Ausdehnung dieses Schädelteils führt (s. oben). Schwierig interpretierbar ist die deutliche Umkehr der Allometrieverhältnis von der oberen zur unteren Länge des Diastema. Diese beschreibt bereits Gaunt (1964) für die weiße Labormaus. Da die Incisivi aufgrund ihrer geringeren Krümmung im Unterkiefer (im Gegensatz zum Oberkiefer) bei ihrem postembryonalen Wachstum den Unterkiefer verlängern, läßt sich nicht ausschließen, daß sie in ihrem Wachstum eventuell diese Allometrieunterschiede im Ober- und Unterkiefer ausglei-

chen. Andererseits ist es auch möglich, daß die Wachstumsdifferenzen im Bereich der Diastemata die Grundlage für die funktionelle Trennung zwischen dem Nagen und dem Kauen bilden (s. auch Gaunt 1964). Bei den Nagetieren besitzen bei Okklusion der Backenzähne die Schneidkanten der Nagezähne von Ober- und Unterkiefer einen Abstand zueinander. Dieser wird zum Nagen durch die Protrusion des Unterkiefers und unter Verlust der Okklusion der Backenzähne eliminiert.

Rolle ontogenetischer Allometrien in bisherigen taxonomischen Gliederungen

Die Taxonomie des Eurasischen Bibers gründet sich historisch auf Unterschiede in äußeren Körpermerkmalen und in Schädelproportionen (Matschie 1907; Freye 1960; Lawrow 1974), die zumeist an einzelnen Tieren verschiedener Herkunft beschrieben wurden. Bereits nach ersten Studien an kleineren Serien wurde deutlich, daß die äußeren Körpermerkmale aufgrund ihrer großen Variabilität nicht für taxonomische Zwecke dienlich sind (Freye 1978; Hinze 1950). Doch auch an der taxonomischen Relevanz der unterschiedlichen Schädelproportionen wurde immer wieder gezweifelt. Ein wesentlicher Punkt der Kritik betraf dabei die sammlungsbedingt meist geringe Stichprobengröße (z.B. Lönnberg 1909; Freye 1978; Heidecke 1986; Frahnert & Heidecke 1992). Außerdem wurden die Unterschiede in der Körpergröße der Tiere verschiedener Populationen als problematisch für die taxonomische Interpretation einzelner Schädelmaße erkannt und Versuche unternommen, diesem Faktor durch verschiedene statistische Verfahren Rechnung zu tragen (Freye 1960; Lawrow 1979, 1981; Véron 1992). Dabei blieben allerdings bisher allometrische Beziehungen unberücksichtigt.

Historisch gesehen erfolgte in einer ersten Phase der Taxonomie von *Castor* eine starke Untergliederung des Eurasischen Bibers anhand von jeweils wenigen oder gar einzelnen Schädeln (Matschie 1907; Lönnberg 1909; Serebrennikov 1929). Dies entsprach einerseits der typologischen Art-Auffassung. Andererseits waren Biber in zoologischen Sammlungen aufgrund der geringen Populationsgrößen derart selten, daß einige Autoren dies selbst als nachteilig beschrieben (Lönnberg 1909; Serebrennikov 1929). Die in diesem Zeitraum zur Begründung von neuen Arten und Unterarten herangezogenen qualitativen und quantitativen Differenzen sind deshalb in ihrer taxonomischen Relevanz schwierig zu bewerten. Einige von ihnen wurden später erneut aufgegriffen und an umfangreicherem Untersuchungsmaterial geprüft (Freye 1960; Lawrow 1979, 1981; Frahnert 1993). Dabei wurden in einigen Merkmalen Anomalien und altersbedingte Unterschiede erkannt und die darauf beruhenden taxonomischen Entscheidungen kritisiert (Lönnberg 1909; Serebrennikov 1929).

Die taxonomische Fehlinterpretation altersbedingter Unterschiede wird wesentlich durch die nicht beachteten ontogenetischen Allometrien hervorgerufen. Besonders deutlich ist dies in der Artbeschreibung von *Castor vistulanus* Matschie, 1907. Diese Art wurde auf der Grundlage des Vergleiches eines juvenilen Tieres aus dem westlichen Polen zu einem adulten Biber der Population von der Elbe beschrieben und neben weiteren Schädelmerkmalen durch eine rundliche Fossa occipitalis, kleine Processus postorbitales und die große Breite des Palatinum zwischen den M^1 charakterisiert. Über die Analyse ontogenetischer Allometrien des Elbe-Bibers konnte gezeigt werden, daß bei Jungtieren die Fossa occipitalis quadratisch bzw. rundlich ist und sich postembryonal streckt. Die Processus postorbitales treten erst im Verlauf des postembryonalen Wachstum deutlich hervor. Da sich die Zahnreihen in der postem-

bryonalen Entwicklung rostral nähern, ist das Palatinum zwischen den M^1 bei Jungtieren relativ breiter als bei Adulti.

Insgesamt hat sich aus dieser ersten Periode der Taxonomie des Eurasischen Bibers lediglich die Differenzierung von Subspezies aus einer eurasischen Art nach Serebrennikov (1929) weitgehend erhalten. Die Taxonomie der asiatischen Unterarten konnte dabei bislang nicht verifiziert werden, da von vielen Populationen bis heute keine umfangreichen Sammlungen vorliegen.

Nach dieser ersten Phase fokussierte die Taxonomie des Eurasischen Bibers auf zwei zentrale Fragestellungen: Gibt es mehrere Biberarten in Eurasien? Welche verwandtschaftlichen Beziehungen bestehen zwischen den einzelnen Populationen?

Die Zusammenfassung aller eurasischen Populationen des Bibers zu einer Art wurde durch eine morphometrische Untersuchung an kleineren Serien unterstützt (Freye 1960). Die auf der Basis der Körperkonstantenmethode nach Haltenorth (1937) erhaltenen Indizes von allen untersuchten Populationen weichen nicht wesentlich voneinander ab und es treten klinale Veränderungen auf. Da bei der Körperkonstantenmethode alle Körpermaße auf ein Vergleichsmaß bezogen werden, sich jedoch aufgrund auftretender allometrischer Beziehungen das Verhältnis zwischen zwei Körpermaßen während des Wachstums verschieben kann, ist es möglich, daß ein Tier in verschiedenen Altersstufen sowie verschiedene Tiere unterschiedlicher Körpergröße differente Indizes ohne taxonomische Relevanz aufweisen. Aufgrund der Unterschiede in der Körpergröße der Tiere verschiedener Populationen kann die Körperkonstantenmethode für taxonomische Studien am Biber nicht als geeignet angesehen werden. Deshalb liefert sie auch keine überzeugenden Daten für die Existenz nur einer Biberart in Eurasien.

Anhand univariater Betrachtung (Mittelwertsunterschiede) von Schädelmerkmalen auf der Grundlage umfangreichen Untersuchungsmaterials wurde später die Unterscheidung von zwei eurasischen Arten des Bibers (*Castor fiber, C. albicus*) befürwortet (Lawrow 1974). Die Differenzierung dieser Arten wurde wesentlich durch divariate Merkmalsbetrachtungen gestützt, die eine bessere Unterscheidbarkeit gewährleisteten (Lawrow 1979, 1981). An vier Merkmalskombinationen lassen sich anhand von adulten Tieren die Arten nahezu eindeutig unterscheiden. Nach dem Einbeziehen von Jungtieren und damit ontogenetischen Allometrien in 2 dieser Merkmalskombinationen, für die vergleichbare Meßwerte vorlagen, lassen sich detailliertere, teilweise aber auch von Lawrow (1979, 1981) abweichende taxonomische Schlußfolgerungen ziehen:

1. In der graphischen Darstellung der Beziehung zwischen dem Planum nuchale und der Mastoidbreite (Abb. 9) liegen die Punktewolken sowohl von *Castor fiber* als auch von *C. albicus* (Lawrow 1979, 1981) in der für Elbe-Biber aller Altersklassen festgestellten Variationsbreite. Das bedeutet, daß der Proportionsunterschied zwischen den beiden Arten durch die verschiedene erreichte Körpergröße und allometrisches Verhalten der beiden betrachteten Merkmale erklärt werden kann. Auch alle in der hier vorliegenden Untersuchung bearbeiteten Schädel aus verschiedenen eurasischen Populationen und Altersgruppen bestätigen diesen Sachverhalt. Einzig die Werte für den Nordamerikanischen Biber liegen, seine Sonderstellung unterstreichend, über der Punktewolke des Elbe-Bibers sowie aller hier betrachteten eurasischen Biber (vgl. Frahnert & Heidecke 1992, Datensatz erweitert). Das heißt, bei den eurasischen Bibern ist das Planum nuchale über dem Foramen magnum nied-

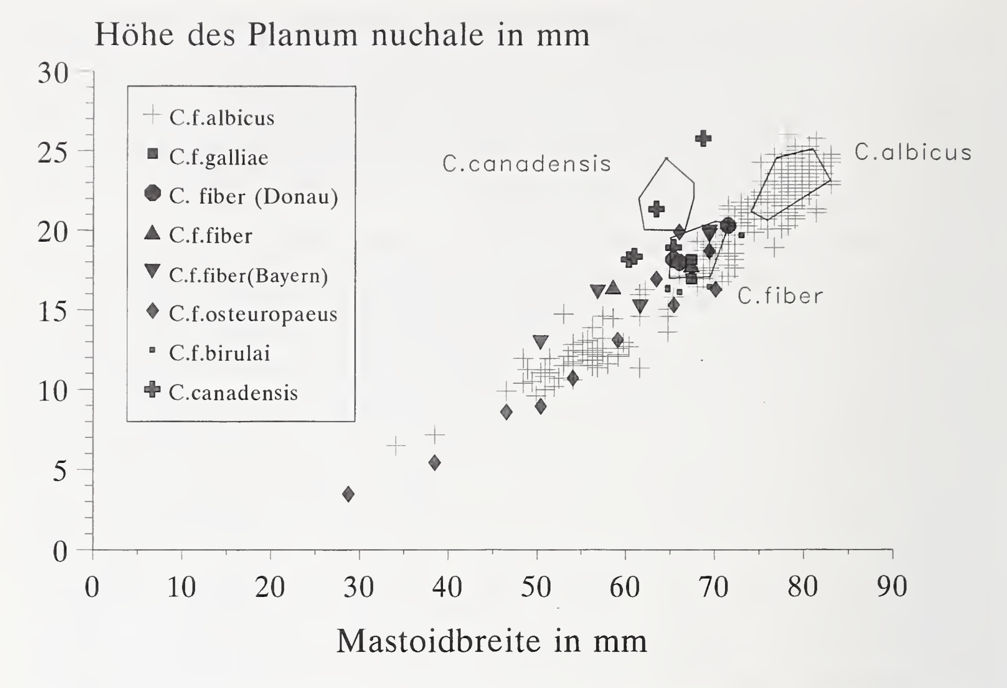


Abb. 9: Beziehung zwischen der Höhe des Planum nuchale und der Mastoidbreite für Biber verschiedener Populationen: umrandete Flächen und deren Nomenklatur nach Lawrow (1981).

riger als bei den amerikanischen, wie bereits Brandt (1855) schreibt. Damit besitzt das Foramen magnum bei *Castor fiber* und *C. albicus* (Lawrow 1979, 1981) unabhängig von der Körpergröße eine relativ größere Höhe als bei *C. canadensis*. *Castor fiber* läßt sich anhand dieses Merkmals jedoch nicht von *C. albicus* trennen.

2. In der Darstellung der Merkmalskombination aus größter Länge und größter Breite der Nasalia liegt nur *Castor albicus* (Lawrow 1979, 1981) vollständig in der der vorliegenden Analyse entstammenden Punktewolke der Elbe-Biber aller Altersklassen, während die beiden anderen Arten [*Castor fiber* und *C. canadensis* (Lawrow 1979, 1981)] in ungefähr gleichem Maße abweichen (Abb. 10). Offensichtlich liegen verschiedene Allometrien vor, was auch aus den hier präsentierten Daten verschiedener Populationen hervorgeht. So weisen die Tiere der Populationen aus Woronesch, Skandinavien, Frankreich und die von der Donau leicht schmalere, dagegen die aus Nordamerika und der Mongolei stammenden Tiere etwas breitere Nasalia auf. Ein klinaler Trend läßt sich nicht erkennen.

Insgesamt ist die aus diesen divariaten Merkmalsbetrachtungen gezogene taxonomische Unterscheidung von zwei eurasischen Biberarten vor dem Hintergrund allometrischer Betrachtungen als nicht ausreichend begründet anzusehen. Die Ergebnisse der Untersuchungen weisen darauf hin, daß die zwischen den verschiedenen Populationen vermuteten Unterschiede statistisch erfaßbar sind und wenigstens diagnostisch verwendet werden können.

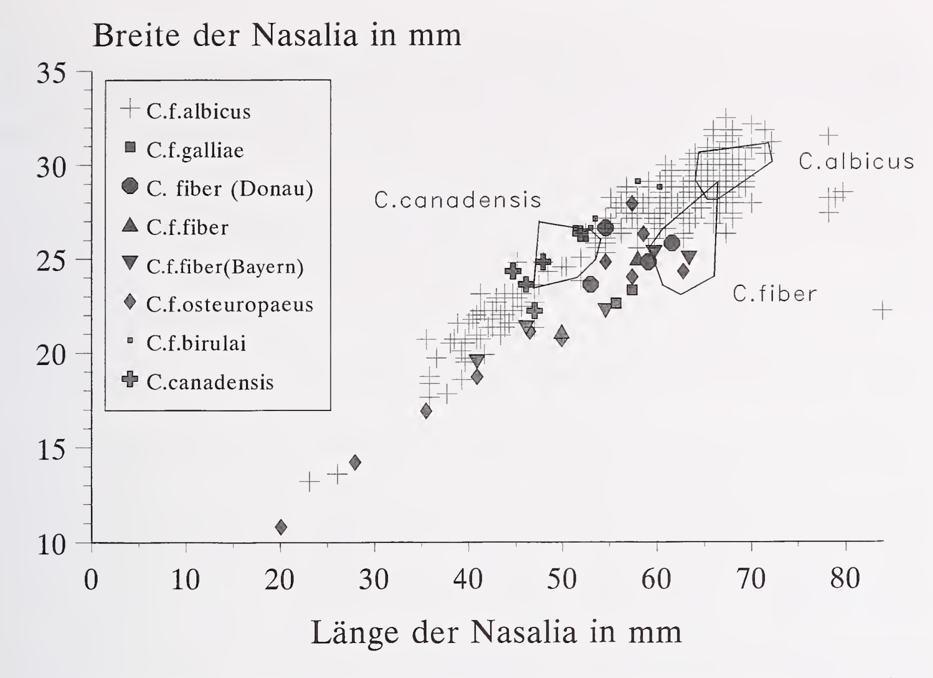


Abb. 10: Beziehung zwischen der Länge und der Breite der Nasalia für Biber verschiedener Populationen; umrandete Flächen und deren Nomenklatur nach Lawrow (1981).

Die Unterscheidung von zwei eurasischen Biberarten wird auch in einer neueren Analyse zur Taxonomie der Gattung *Castor* nicht unterstützt (Véron 1992). In dieser Studie werden anhand von Schädelmerkmalen *Castor canadensis* von *C. fiber* unterschieden und Hypothesen zur evolutiven Ausbreitung des Eurasischen Bibers entwickelt. Auch dabei wird die sich in nahezu allen Körpermaßen widerspiegelnde Körpergröße zur redundanten Begründung taxonomischer Schlußfolgerungen herangezogen. Insbesondere wird dies in der Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den Populationen von der Donau und der Elbe deutlich, die dadurch begründet wird, daß alle kraniologischen Meßstrecken beider Formen deutlich über denen der anderen eurasischen Populationen liegen. Dies ist jedoch im wesentlichen auf Effekte der Körpergröße zurückführen. Gegen diese Verwandtschaftshypothese sprechen die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse (Véron 1992), nach der sich einzig der Biber von der Elbe von allen anderen eurasischen Populationen unterscheidet. Dies wurde auch von Frahnert (1993) aufgrund körpergrößenunabhängiger, multivariater statistischer Verfahren vermutet. Der Widerspruch zwischen den von Véron (1992) auf der Grundlage verschiedener statistischer Verfahren erzielten Ergebnissen läßt sich somit eventuell über Allometrien begründen. Das bedeutet jedoch auch, daß die von Véron gezogenen Schlußfolgerungen in ihrer Tragweite insgesamt neu bewertet werden müssen.

Schlußfolgerungen

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß in allen taxonomischen Gliederungen des Eurasischen Bibers aufgrund der fehlenden Berücksichtigung allometrischer Beziehungen die Ergebnisse kritisch betrachtet werden müssen. Neben der stets geringen Stichprobengröße des jeweiligen Untersuchungsmaterials erhärtet dies Zweifel an allen heute genutzten taxonomischen Systemen. Weder die Unterscheidung von verschiedenen eurasischen Arten noch eine subspezifische Gliederung des Eurasischen Bibers ist hinreichend begründet. Eine völlige Überarbeitung der Taxonomie mit Hilfe neuer Methoden erscheint deshalb unabdingbar. Insbesondere größenunabhängige morphometrische Verfahren sind dabei von besonderer Bedeutung. Für die Bewertung des biologischen Artstatus ist generell von der Abschätzung morphologischer Differenzen abzusehen und das verstärkte Studium der reproduktiven Barrieren notwendig.

Aufgrund ihrer geringen Individuenzahlen lassen sich viele Populationen in Europa und Asien geographisch gut gegeneinander trennen. Die so entstandenen reproduktiven Einheiten können, wie bislang schon in verschiedenem Umfang geschehen, als isolierte Unterarten aufgefaßt werden. Dies hat den Vorteil, daß einzelne Populationen durch einen Namen charakterisiert sind und die bislang umstrittenen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen ihnen nicht in das taxonomische System eingehen. Die Vermeidung der Einbeziehung nicht hinreichend begründeter Verwandtschaftsbeziehungen in die Taxonomie des Eurasischen Bibers ist insbesondere für evolutionsbiologisch begründbare Umsiedlungen in Gebiete, in denen Populationen ausgerottet wurden, von herausragender Bedeutung, da in deren Rahmen taxonomische Entscheidungen nicht verifiziert werden können. Das System von Heidecke (1986) entspricht bereits diesem Ansatz und wird nach dem jetzigen Wissenstand als Grundlage empfohlen.

Danksagung

Die vorliegende Studie wurde im Rahmen einer Diplomarbeit am Lehrstuhl Tierökologie des Institutes für Zoologie der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg angefertigt. Mein Dank gilt deshalb insbesondere dem Betreuer der Arbeit, Herrn Dr. D. Heidecke, sowie dem Leiter des Lehrstuhles Tierökologie, Herrn Prof. Dr. M. Stubbe, für die vielfältige Unterstützung, insbesondere bei der Beschaffung von Untersuchungsmaterial, und für die kritische Diskussion der Ergebnisse. Darüber hinaus verdanke ich den Kustoden der Wirbeltiersammlung am Institut für Zoologie, Herrn Prof. Dr. R. Piechocki und Herrn Dr. D. Heidecke, die Bereitstellung von Biberschädeln aus der Population an der Elbe sowie ihre Datierung. Herrn Dr. U. Rempe (Kiel) danke ich für die Unterstützung bei der statistischen Auswertung sowie Frau I. Hauffe für die Durchführung der Berechnungen am Universitätsrechenzentrum Halle.

Zusammenfassung

Im Zuge einer Überarbeitung der Taxonomie des Eurasischen Bibers, *Castor fiber* L., 1758 wurden Veränderungen der Schädelproportionen während des postnatalen Wachstums analysiert. Die Grundlage für diese allometrische Analyse bildeten Messungen von 72 Merkmalen an 272 Schädeln von Tieren aus der Population an der Elbe, *Castor fiber albicus* Matschie, 1907. Da die Taxonomie der Gattung *Castor* wesentlich auf Differenzen in Abmessungen sowie Proportionen am Schädel zwischen Tieren verschiedener Populationen basiert, wurde untersucht, welche Bedeutung ontogenetische Allometrien für Merkmale besitzen, die bislang in der Taxonomie des Bibers verwendet wurden. Dabei konnte gezeigt werden, daß in allen auf

der Grundlage statistisch auswertbarer Meßreihen erstellten Systemen des Eurasischen Bibers ontogenetische Allometrien nicht berücksichtigt und taxonomisch fehlinterpretiert wurden. Daraus ergibt sich, daß sich weder die Anzahl der Biberarten in Europa und Asien noch die Verwandtschaft der einzelnen Populationen untereinander hinreichend begründen läßt. Eine grundlegende Revision der Gattung *Castor* erscheint unumgänglich.

Literatur

Baumgart, K. (1990): Biometrische Analyse von Körpermaßen und Organgewichten des Elbe-Bibers. – unveröff. Diplomarbeit, Halle.

Bertalanffy, L. von (1942): Theoretische Biologie 2. Berlin.

Bertalanffy, L. von (1957): Das Wachstum von Säugetieren. – In: Helmcke-Lengerken-Starck: Handbuch der Zoologie 8: 38–62.

Brandt, J. F. (1855): Untersuchung der Frage, ob der Biber Amerika's von dem des Europäisch-Asiatischen Continents spezifisch verschieden sei? – Beitr. zur näheren Kenntn. der Säugethiere Russlands, St. Petersburg (1855): 43–76.

Butler, P. M. (1948): On the Evolution of the Skull and Teeth in the Erinaceidae, with Special Reference to Fossil Material in the British Museum. – Proc. zool. Soc. London 118: 446–500.

Ehrich, S. & U. Rempe (1980): Morphometric discrimination between hake populations (Osteichthyes, Gadeiformes, Gen. *Merluccius*) from the Northeast Pacific by use of a size-independent discrimination analysis. – Mitt. Inst. Seefischerei Hamburg 31: 1–50.

Frahnert, S. (1993): Kraniometrische Beschreibung und Abgrenzung des Elbe-Bibers (*Castor fiber albicus* Matschie, 1907). Eine Kritik zur subspezifischen Gliederung der Art *Castor fiber* L., 1758 (Rodentia, Castoridae). – unveröff. Diplomarbeit, Halle.

Frahnert, S. & D. Heidecke (1992): Kraniometrische Analyse europäischer Biber, *Castor fiber*, L. (Rodentia, Castoridae), Erste Ergebnisse. – Semiaquatische Säugetiere, Wiss. Beitr. Univ. Halle: 175–189.

Freye, H.-A. (1959): Deskriptive Anatomie des Craniums vom Elbe-Biber (*Castor fiber albicus* Matschie, 1907). – Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. 8: 913–962.

Freye, H.-A. (1960): Zur Systematik der Castoridae (Rodentia, Mammalia). – Mitt. Zool. Mus. Berlin 36: 105–122.

Freye, H.-A. (1978): *Castor fiber* Linnaeus, 1758 – Europäischer Biber. – In: Niethammer, J. & F. Krapp: Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 1 (Nagetiere), Wiesbaden: 184–200.

Gaunt, W. A. (1964): Changes in the form of the jaws of the Albino Mouse during ontogeny. – Acta anat. 58: 37–61.

Haltenorth, T. (1937): Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander VII. – Z. Säugetierk. 12: 97–240.

Heidecke, D. (1986): Taxonomische Aspekte des Artenschutzes am Beispiel der Biber Eurasiens. – Hercynia N.F. 22: 146–161.

Hinze, G. (1950): Der Biber. Akademie Verlag, Berlin.

Klatt, B. (1913): Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere. – Arch. Entw. Mech. Org. 36: 387–471.

Klatt, B. (1949): Theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform. – Biol. generał. 19: 51–89.

Lawrow, L. S. (1960): Wosrastnye i polowye osobennosti stroenija tscherepa bobra (*C. fiber vistulanus* Matschie). – Trud. Woroneschskogo gosudarstw. sapow. 9: 145–155.

Lawrow, L. S. (1974): Morphological Types of Palaearctic Beavers of *Castor* genus and some Aspects of their Taxonomy. – Proceedings I. Int. Theriol. Congr. Moscow, T. I: 344.

Lawrow, L. S. (1979): Vidy bobrow (rod *Castor*) palearktiki. – Zool. Shurn. 63: 88–96.

Lawrow, L. S. (1981): Bobry Palearktiki. – Woronesch.

Leche, W. (1902): Zur Entwicklung des Zahnsystems der Säugethiere, 2. Teil Phylogenie, 1. Heft: Die Familie der Erinaceidae. – Stuttgart.

Lönnberg, E. (1909): A Study of the Variation of European Beavers. – Ark. Zool. Stockholm 5 (6): 1–16.

Lux, K. (1990): Altersbestimmung des Elbe-Bibers nach einem Molarenindex. – unveröff. Diplomarbeit, Halle.

Matschie, P. (1907): Zwei anscheinend noch nicht beschriebene Arten des Bibers. – Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde 8: 215–220.

Ognew, S. I. (1947): Sweri SSSR i prileschastschich. Bd. 5, Moscwa-Leningrad.

Rempe, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. – Zool. Anz. 169: 93–140.

Rempe, U. (1970): Morphometrische Untersuchungen an Iltisschädeln zur Klärung der Verwandtschaft von Steppeniltis, Waldiltis und Frettchen. Analyse eines „Grenzfalles" zwischen Unterart und Art. – Z. wiss. Zool. 180: 185–366.

Rensch, B. (1972): Neuere Probleme der Abstammunglehre. 3. Aufl., Stuttgart.

Röhrs, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. – Z. wiss. Zool. 162: 1–95.

Sawelew, A. P. & D. D. Stawrowskij (1989): Morfologitscheskie ismenenija i akklimatisirowannych w Priamure bobrow beresinskogo proischoschdenija. – In: Dinamika zoozenosow, problemy ochrany i razionalnogo ispolsowanija schiwotnogo mira Belorussii. Tesisy dokladow VI zoologitscheskoj konferenzii. Minsk: 219–220.

Serebrennikov, M. K. (1929): Review of the Beavers of the Palearctic Region (*Castor*, Rodentia). – C. R. Ac. Sci. Leningrad, A: 271–276.

Stiefel, A. & R. Piechocki (1986): Circanuelle Zuwachslinien im Molarenzement des Bibers (*Castor fiber*) als Hilfsmittel für exakte Altersbestimmungen. – Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 41: 165–175.

Véron, G. (1992): Etude morphométrique et taxonomique du genre *Castor*. – Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, section A, 14: 829–853.

Witola, G. (1988): The Morphological Characteristics and Systematics of the Beavers (*Castor fiber* L.) Populations in Latvia. – Unveröff. Diplomarbeit, Riga (in russ.).

Sylke Frahnert, Institut für Systematische Zoologie, Museum für Naturkunde, Invalidenstraße 43, 10115 Berlin.

Anhang: Definition der Meßstrecken

Volumenmaß

01 **Schädelkapazität**

Längenmaße

02 **Profillänge** – Entfernung vom Prosthion zum Akrokranion, medial dorsal gemessen (Abb. 1g)

03 **Condylobasallänge** – Entfernung vom Prosthion zum am weitesten caudal gelegenen Punkt des Condylus occipitalis, in Projektion zur Medianen ventral gemessen (Abb. 1b)

04 **Basallänge** – Entfernung vom Prosthion zum Basion, medial ventral gemessen (Abb. 1b)

05 Entfernung zwischen Prosthion und Opisthion, medial ventral gemessen (Abb. 1b)

06 **Länge der Nasalia** – kürzeste Entfernung von der rostralen Kante der Nasalia zu deren am weitesten caudal gelegenen Punkt, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1a)

07 **Länge der Nasalia im Frontale** – Entfernung des am weitesten caudal gelegenen Punktes der Nasalia vom Schnittpunkt der Suturae nasofrontalis, nasopraemaxillaris et frontopraemaxillaris, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1c)

08 **Abstand der größten Breite der Nasalia von deren proximalem Ende aus** – kürzeste Entfernung von der größten Breite der Nasalia zu deren am weitesten caudal gelegenem Punkt, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1a)

09 **Länge des Nasenteils** – kürzeste Entfernung von der rostralen Kante der Nasalia zum Schnittpunkt der Sutura maxillopraemaxillaris mit dem Margo facialis maxillae, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1a)

10 **Hirnraumlänge** – Entfernung vom am weitesten lateral gelegenen Punkt des Processus postorbitalis zum am weitesten caudal gelegenen Punkt des Interparietale, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1a)

11 **Mediane Gaumenlänge** – Entfernung vom Prosthion zum Staphylion, medial ventral gemessen (Abb. 1b)
12 **Foramen – Gaumenmaß** - Entfernung vom Basion zum Staphylion; medial ventral gemessen (Abb. 1b)
13 **Länge des Diastema im Oberkiefer** – kürzeste Entfernung des distalen Alveolenrandes des I^2 vom am weitesten mesial gelegenen Punkt der Alveole des P^4 bzw. p^4, diagonal ventral gemessen (Abb. 1b)
14 **Länge der oberen Zahnreihe** – kürzeste Entfernung der mesialen Alveolenkante des P^4 bzw. p^4 vom am weitesten distal gelegenen Punkt des M^3, diagonal ventral gemessen (Abb. 1f)
15 **Länge der Foramina incisiva** – größte Entfernung von der rostralen Kante des Foramen incisivum zu dessen am weitesten caudal gelegenem Punkt, diagonal ventral gemessen (Abb. 1b)
16 **Länge der Fossa occipitalis** – kürzeste Entfernung von der rostralen Kante der Fossa occipitalis zu deren am weitesten caudal gelegenen Punkt, medial ventral gemessen (Abb. 1b)
17 **Abstand der größten Breite des Frontale vom Processus postorbitalis** – Entfernung zwischen den jeweils am weitesten lateral gelegenen Punkten des Frontale und der Processus postorbitales, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1c)
18 **Länge innerhalb des Jochbogens** – größte Ausdehnung innerhalb des Jochbogens, diagonal dorsal gemessen (Abb. 1a)
19 **Länge der Bulla tympani** – kürzeste Entfernung von der caudalen Kante der Bulla tympani zum am weitesten rostral gelegenen Punkt des Processus muscularis tympani, diagonal ventral gemessen (Abb. 1b)
20 Entfernung des Prosthions vom am weitesten caudal gelegenen Punkt des Processus jugularis, in Projektion zur Medianen ventral gemessen (Abb. 1b)
21 Entfernung des Prosthions vom am weitesten caudal gelegenen Punkt des Processus mastoideus, in Projektion zur Medianen ventral gemessen (Abb. 1b)
22 Entfernung vom Prosthion zum Schnittpunkt der Sutura zygomaticomaxillaris mit der Margo facialis maxillae, diagonal lateral gemessen (Abb. 1b)
23 **Länge der Crista sagittalis** – Entfernung zwischen den am weitesten rostral bzw. caudal gelegenen Punkten der Crista sagittalis, medial dorsal gemessen (Abb. 1a)
24 **Abstand der größten Schädelbreite zum Hinterrand des Interparietale** – kürzeste Entfernung von der größten Schädelbreite zum am weitesten caudal gelegenen Punkt des Interparietale, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1a)
25 Entfernung vom Prosthion zum am weitesten dorsal gelegenen Punkt des Processus orbitalis zygomatici, diagonal dorsal gemessen (Abb. 1g)

Breitenmaße
26 **Größte Schädelbreite** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Zygomatici, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)
27 **Breite der Nasalia** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Nasalia, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)
28 **Breite des Praemaxillare an der Maxillarnaht** – Entfernung zwischen den Schnittpunkten der Suturae maxillopraemaxillaris mit den Margines faciales maxillae, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)
29 **Stirnbreite** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Processus postorbitales, transversal dorsal gemessen (Abb. 1c)
30 **Interorbitalbreite** – kürzeste Entfernung zwischen den lateralen Kanten der Frontalia, transversal dorsal gemessen (Abb. 1c)
31 **Zwischenaugenbreite** – kürzeste Entfernung zwischen beiden Foveolae trochleares, transversal ventral gemessen (Abb. 1f)
32 **Größte Breite des Frontale** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten des Frontale, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)
33 **Orbitalbreite** – Entfernung vom am weitesten lateral gelegenen Punkt des Processus postorbitalis zum am weitesten medial gelegenen Punkt der Spina frontalis zygomatici, diagonal dorsal gemessen (Abb. 1c)

34 **Geringste Breite an den Temporalia** – kürzeste Entfernung zwischen den lateralen Rändern der Squamosi an den Cristae temporales squamosi, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)
35 **Mastoidbreite** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Periotici, frontal caudal gemessen (Abb. 1e)
36 **Größte Breite über die Basen der Processus jugulares** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Exoccipitalia an den Basen der Processus jugulares, frontal caudal gemessen (Abb. 1e)
37 **Breite der Bulla tympani** – größte Entfernung von der mediocaudalen Kante der Bulla tympani zu ihrem am weitesten laterorostral gelegenen Punkt, diagonal ventral gemessen (Abb. 1b)
38 **Breite über beide Incisivi** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Alveolen der I^2, transversal ventral gemessen (Abb. 1b)
39 **Gaumenbreite zwischen den Prämolaren** – Entfernung zwischen den am weitesten lingual gelegenen Punkten der Alveolen der P^4 bzw. p^4, transversal ventral gemessen (Abb. 1f)
40 **Gaumenbreite zwischen den hintersten Molaren** – Entfernung zwischen den am weitesten lingual gelegenen Punkten der Alveolen der M^3, transversal ventral gemessen (Abb. 1f)
41 **Breite der Alveole des P^4** – kürzeste Entfernung des am weitesten lingual gelegenen Punktes der Alveole des P^4 bzw. p^4 zu deren buccalem Rand, in Projektion zur Medianen ventral gemessen
42 **Breite der Alveole des M^3** – kürzeste Entfernung des am weitesten lingual gelegenen Punktes der Alveole des M^3 zu deren buccalem Rand, in Projektion zur Medianen ventral gemessen
43 **Choanenbreite** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der medialen Kanten der Processus pterygoidei palatini, transversal ventral gemessen (Abb. 1b)
44 **Breite der Fossa occipitalis** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Fossa occipitalis, transversal ventral gemessen (Abb. 1b)
45 **Breite der Hinterhauptscondylen** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Condyli occipitales, frontal caudal gemessen (Abb. 1b)
46 **Breite des Foramen magnum** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten des Foramen magnum, frontal caudal gemessen (Abb. 1e)
47 **Breite der Nasenhöhle** – größte frontale Entfernung innerhalb der Nasenöffnung, frontal rostral gemessen (Abb. 1d)
48 **Breite an der Basis der Nasenöffnung** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten an der Basis der Nasenöffnung, frontal rostral gemessen (Abb. 1d)
49 **Breite über beide Gehörgänge** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Meatus acustici, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)
50 **Größte Breite des Parietale** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Parietalia caudal der Processus postorbitales, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)
51 **Breite der Nasalia beim Eintritt ins Frontale** – Entfernung zwischen den Schnittpunkten der Suturae nasofrontalis, nasopraemaxillaris et frontopraemaxillaris, transversal dorsal gemessen (Abb. 1c)

Höhenmaße
52 **Höhe des Praemaxillare oral** – kürzeste Entfernung des oralen Endes der dorsalen Kante des Praemaxillare zum am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Alveole des I^2, transversal lateral gemessen (Abb. 1h)
53 **Höhe des Praemaxillare aboral** – Entfernung des am weitesten ventral gelegenen Punktes der Sutura maxillopraemaxillaris zum am weitesten dorsal gelegenen Punkt des Praemaxillare, diagonal lateral gemessen (Abb. 1h)
54 **Höhe der Nasenöffnung** – größte Entfernung des am weitesten ventral gelegenen Punktes des dorsalen Randes des Praemaxillare zum ventralen Rand der Nasalia, medial rostral gemessen (Abb. 1d)

55 **Basionhöhe** – Entfernung vom Basion zum Akrokranion, medial caudal gemessen (Abb. 1e)
56 **Längsdurchmesser des Foramen magnum** – Entfernung vom Basion zum Opisthion, medial caudal gemessen (Abb. 1e)
57 **Höhe des Jochbogens 1** – Entfernung des am weitesten dorsal gelegenen Punktes des Processus orbitalis zygomatici vom Schnittpunkt der Sutura zygomaticomaxillaris mit dem Margo facialis maxillae, diagonal lateral gemessen (Abb. 1h)
58 **Höhe des Jochbogens 2** – kürzeste Entfernung vom am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Spina frontalis zygomatici zur ventralen Kante des Zygomaticum, transversal lateral gemessen (Abb. 1h)
59 **Höhe der Felsenbeinpyramide** – kürzeste Entfernung vom ventralen Rand der Bulla tympani zum am weitesten dorsal gelegenen Punkt des Meatus acusticus externus, diagonal lateral gemessen (Abb. 1g)
60 Kürzeste Entfernung des am weitesten lateral gelegenen Punktes des Processus postorbitalis zum mediobuccalen Alveolenrand des M^1, diagonal lateral gemessen (Abb. 1h)
61 **Oberkieferhöhe** – Entfernung vom am weitesten dorsal gelegenen Punkt der mesialen Alveolenkante des P^4 bzw. p^4 zum Nasion, diagonal lateral gemessen (Abb. 1h)

Unterkiefermaße
62 **Unterkieferlänge vom Processus articularis aus** – kürzeste Entfernung von der caudalen Kante des Processus articularis zum Infradentale, diagonal lateral gemessen (Abb. 1i)
63 **Unterkieferlänge vom Processus angularis aus** – kürzeste Entfernung von der caudalen Kante des Processus angularis zum Infradentale, diagonal lateral gemessen (Abb. 1i)
64 Kürzeste Entfernung vom Coronion zum ventrorostralen Rand des Symphysenhöckers, diagonal lateral gemessen (Abb. 1i)
65 Kürzeste Entfernung des ventrorostralen Randes des Symphysenhöckers vom am weitesten caudal gelegenen Punkt des Processus angularis, diagonal lateral gemessen (Abb. 1i)
66 **Symphysenlänge** – kürzeste Entfernung zwischen der ventralen Alveolenkante des I_2 und dem am weitesten ventral gelegenen Punkt des Symphysenhöckers, diagonal rostral gemessen (Abb. 1i)
67 **Länge des Diastema im Unterkiefer** – kürzeste Entfernung des distalen Alveolenrandes des I_2 vom am weitesten mesial gelegenen Punkt der Alveole des P_4 bzw. p_4, diagonal dorsal gemessen (Abb. 1i)
68 **Länge der unteren Zahnreihe** – kürzeste Entfernung der mesialen Alveolenkante des P_4 bzw. p_4 vom am weitesten distal gelegenen Punkt des M_3, diagonal ventral gemessen (Abb. 1j)
69 **Höhe des Unterkiefers vor dem M_1** – kürzeste Entfernung des am weitesten dorsal gelegenen Punktes der mesiolateralen Alveolenkante des M_1 zum ventralen Rand des Unterkiefers, in Projektion transversal lateral gemessen (Abb. 1i)
70 **Coronoidhöhe** – kürzeste Entfernung zwischen der ventralen Kante des Processus angularis und dem Coronion, in Projektion transversal lateral gemessen (Abb. 1i)
71 **Condylenhöhe** – kürzeste Entfernung vom am weitesten dorsal gelegenen Punkt des Processus articularis zum ventralen Rand des Processus angularis, in Projektion transversal lateral gemessen (Abb. 1i)
72 **Goniocoronoidlänge** – Entfernung zwischen dem Coronion und dem am weitesten caudal gelegenen Punkt des Processus angularis, diagonal lateral gemessen (Abb. 1j)

Zeitschrift/Journal: Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: 49

Autor(en)/Author(s): Frahnert Sylke

Artikel/Article: Wachstumsbedingte Proportionsveränderungen am Schädel des Bibers, Castor fiber L., 1758 (Rodentia, Castoridae): Taxonomische Bedeutung und Diskussion funktioneller Aspekte 131-153